植 物 分 类 学 报 27 (4): 241—246 (1989)
Acta Phytotaxonomica Sinica

秤锤树雌、雄配子体发育的研究

徐汉卿 黄清渊
(南京农业大学)

STUDIES ON THE DEVELOPMENT OF MALE AND FEMALE GAMETOPHYTES IN *SINOJAKIA XYLOCARPA*

Xu Han-qing Huang Qing-yuan
(*Nanjing Agricultural University*)

Abstract Observed in this paper was the development of the microspore and megaspore, male and female gametophytes in *Sinojakia xylocarpa*, which is endemic to China.

The anther comprises four microsporangia. Microspore wall forms simultaneously after meiotic division in PMCs. The arrangment of microspore in a tetrad is tetrahedral. Bicellular pollen grains appear at the shedding stage. They are 3-colporate, with irregular minute-faveolate exine sculpture. The anther wall development is of the dicotyledonous type, and its endothecium develops slight fibrous thickenings, which also form on some epidermal cells. The tapetum is glandular.

The pistil with hollow style is composed of three carpels, and its ovary contains several anatropous ovules. The ovule is unitegmic, tenuinucellar, but no obturator was observed. The archesporial cell functions directly as the megaspore mother cell which forms a linear tetrad, but T-shaped tetrad was found in a few ovules. A Polygonum type embryo sac forms from the functional chalazal megaspore. In the mature embryo sac, the synergids are elongate with a large vacuole at the chalazal end, but the distribution of vacuoles in the egg cell appears random.

Two polar nuclei remain in contact with each other for a spell before the fertilization and the 3 antipodal cells may persist into early postfertilization stages. Numerous starch grains occur in the embryo sac.

According to the present embryological studies on *Sinojakia xylocarpa* and the works on embryogenesis by some early embryologist, authors consider that Styracaceae, Symplocaceae, Sapotaceae and Ebenaceae are rather closely related, and we also consider it reasonable to put the 4 families mentioned above in Ebenales.

Key words *Sinojakia xylocarpa*; Male gametophyte; Female gametophyte

---

本文承王伏雄教授审阅，敬致谢意。
1987.11.27 收稿。

摘要 秤锤树 (*Sinojakia xylocarpa* Hu) 为我国特产的稀有观赏树木。迄今，国内外对其胚胎发育缺乏系统报道，本文报告这方面的研究结果。其花药为4个花粉囊组成，小孢子四分体呈四面体形排列，小孢子母细胞减数分裂时，胞质分裂属于同时型。2胞花粉，具3孔沟，有不规则穴状纹饰。花药壁的分化过程为双子叶植物型，在其成熟时，药室内壁和部分表皮细胞的细胞壁上出现微弱的条状纤维加厚。腺质绒毡层。雌蕊为3心皮构成，开放型花柱，子房内含多枚倒生胚珠。单珠被，薄珠心，未发现珠孔塞结构。大孢子四分体多呈线形，个别的为*T*形。蓼型胚囊。受精前，2个极核相互靠拢，但未见融合。反足细胞较小，寿命似较长。成熟胚囊中充满淀粉粒。从有关胚胎发生的资料分析，野茉莉科与柿树科、山榄科、山矾科关系密切，这支持了将它们共同列入柿树目的植物分类系统的观点。

关键词 秤锤树；雌配子体；雄配子体

秤锤树 (*Sinojakia xylocarpa* Hu) 属于野茉莉科(安息香科 Styracaceae)，4 月下旬至5月初开白色小花，10—11 月结秤锤形果实，为我国特产，是分布于江苏省的稀有观赏树种，现列为国家保护的濒危植物（国家环境保护局等，1987)。鉴于前人研究野茉莉科的胚胎学资料不多，除对野茉莉属 (*Styrax*) 开展了部分研究工作之外（叶秀粦等，1986；Copeland，1938；Manshard，1936)，迄今，国内、外关于秤锤树属的胚胎发育尚缺乏系统报道；同时，植物分类学上对野茉莉科的分类地位也有过不同看法（汪劲武，1985)；为此，进行了本项研究。

材料和方法

研究材料取自南京梅花山和中山植物园。1985 年至1987年期间，从当年11月至次年5月上旬，每隔10天左右，分期采摘不同发育大小的花蕾，直至开放花朵为止。以卡诺液和 FAA 液固定，常规石蜡法制片，切片厚度为 8—12μm，主要以铁矾苏木精和固绿双重染色。在观测细胞中淀粉的贮积情况时，采用了 PAS 反应方法，并在扫描电镜下观察了成熟花粉粒的形态。

观察结果

(一) 小孢子与雄配子体的发育

11 月份的取材中，花芽内部已有分化，半球形的雄蕊原基逐渐伸长，其上部略显四棱。横切面上，在4个角隅的表皮内侧，各有2—3个细胞核较大，细胞质较浓的孢原细胞(图版 1：1)。它们随即开始平周分裂，向外、向内分别形成初生周缘细胞和初生造孢细胞(图版 1：2)。以后，初生周缘细胞继行分裂，形成内、外两层次生周缘层细胞。外层的次生周缘层细胞进一步分裂为药室内壁和中层，内层的次生周缘层细胞则直接发育为绒毡层(图版 1：3)。一些中层细胞还可再行平周分裂，使本身的细胞层数增至 2—3 层

(图版 1：4)。药壁的这种形成方式与结构属于双子叶植物型 (Davis, 1966)。与此同时，初生造孢细胞相应地经过数次分裂，增多细胞数目，形成次生造孢细胞 (图版 1：5)，并继而发育为小孢子母细胞。上述发育过程，从当年 11 月开始，一直延续至翌年 3 月中旬，由于正值冬季低温时期，发育进展缓慢，此阶段的花蕾(不包括花梗) 长度仅达 2mm。

3 月下旬至 4 月中旬，花蕾长度由 3mm 发育至 9mm，花药内部的发育进程逐渐加快。小孢子母细胞以同时型的胞质分裂方式产生小孢子四分体(图版 1：6，7)。小孢子四分体为四面体形，但极个别的呈交互对生 (图版 1：16)。由小孢子母细胞经减数分裂形成小孢子的进程，在同一花粉囊中经常同步，但不同花粉囊之间则会出现一些参差不齐的现象。秤锤树为内向花药，花药中的一对离心花粉囊，其减数分裂进程较向心的一对花粉囊有略早的趋势。一些材料表明，当前者已形成小孢子四分体时，而后者还可处于花粉母细胞减数分裂阶段。这种发育进程上的差异，在不同花药之间有时似乎更明显一些。小孢子四分体外面所包围的胼胝质，在小孢子即将分散前而溶解(Johri, 1984)(图版 1：16，17)。离散出来的小孢子，体积增大，发育为单胞花粉(图版 1：18)。在此阶段中，组成花药壁的各层次细胞，它们的特征分化越加明显，而以绒毡层的变化最为突出。绒毡层细胞显著增大，径向扩大迅速，细胞质变浓，细胞中出现双核、多核，有的核中还出现呈哑铃状拉长的核仁和多核仁的现象(图版 1：12—15)。

4 月下旬至 5 月初开花，单胞花粉已分裂出一个较大的营养细胞和一个较小的呈凸透镜形的生殖细胞，形成 2 胞花粉(图版 1：19)。个别花粉囊内偶见 3 胞花粉存在，精子为细长棒形。成熟花粉中积累丰富的淀粉。药室内壁在发育成熟时，其细胞壁上稍有次生加厚，形成一些不均匀的条纹。这种加厚条纹，在少数表皮细胞的壁上也可发现(图版 1：11)。中层较早消失，当花粉母细胞形成时，即出现解体迹象。绒毡层为腺质类型(图版 1：16，17)，在单胞花粉发育为双胞花粉阶段中，绒毡层细胞的核渐渐模糊，细胞质弥散，在原处逐渐自溶(胡适宜，1982；Johri, 1984)。花药成熟时，同侧药片的两个花粉囊，由于囊间的隔壁细胞解体而相互贯通。同时，花药壁在原来与隔壁相连的地方形成裂缝，花粉由此散出 (图版 1：8—10)。成熟花粉粒为亚扁球形，具 3 孔沟 (梁元徽等，1985)，但孔较难看清，在扫描电镜下，可见外壁呈不规则的穴状纹饰(图版 1：20，21)。

（二）大孢子与雌配子体的发育

秤锤树的大孢子和雌配子体开始发育较迟，11—12 月，处于心皮原基发生至雌蕊形成阶段。翌年 1 月，从幼小雌蕊的胎座上发生出一些突起——胚珠原基。直至 3 月下旬，胚珠原基的基部才微微显露珠被突起，紧接珠心表皮的下方也才相应分化出一个体积稍大的孢原细胞(图版 2：1)。4 月上、中旬，胚珠的发育进程以较花药发育稍快的速度进行。珠被原基逐渐向前包围珠心，整个胚珠渐渐倒转，形成具单珠被、薄珠心特点的倒生胚珠(图版 2：6，7)。以后，孢原细胞直接发育为大孢子母细胞(图版 2：2)，经减数分裂形成大孢子四分体(图版 2：3，4，5，9)。大孢子四分体为线形排列 (图版 2：9)，个别呈 T 形，其珠孔端的 2 个大孢子横列，合点端的 2 个大孢子纵列(图版 2：8)。四分体中的 3 个大孢子表现不同的退化情况，有的是从珠孔端开始的第一个大孢子最先出现体积缩小，核、质解体的现象 (图版 2：10)，也有的是第二或第三个大孢子先行退化 (图版 2：11，12)，但无论何种情况，最终仅合点端的一个功能性大孢子继续发育为单核胚囊，其它 3 个

大孢子全部退化(图版 2: 13)。至此,单核胚囊与单胞花粉均已形成,二者的发育进程逐渐一致。

4 月中旬以后,单核胚囊继续长大,内部连续 3 次核的有丝分裂,第一次分裂所形成的 2 核,沿胚囊长轴分别位于胚囊的两端(图版 2: 15),但也有个别情况,其 2 核沿胚囊的短轴并列(图版 2: 14)。继经第二次分裂(图版 2: 16),形成 4 核胚囊,胚囊的中央为一大液泡占据,两端各分布 2 核(图版 2: 17)。最后,通过第三次分裂而形成 8 核的蓼型胚囊(图版 2: 18)。值得提出的是同一子房的不同分布位置的胚珠,其大孢子的形成和幼期胚囊内部的发育进程可以不完全同步,当上层胚珠内已达 2 核胚囊时,中层胚珠尚为单核胚囊,基层的胚珠可仍处于大孢子四分体时期。成熟雌配子体中,在珠孔端分化出卵器(图版 2: 19,20)。其中卵细胞较大,呈狭长倒卵形,细胞核位于合点端,细胞质丰富,液泡小而呈弥散分布。2 个助细胞都很狭长,初期细胞中的液泡较小,接近开花时,液泡增大,在合点端形成一个大液泡,细胞核被挤压至近珠孔端(图版 2: 21)。2 个极核在中央细胞内多为横向并列,但也有少数是上下纵列的(图版 2: 22),似无一定规律。受精前,2 个极核相互紧贴,但较长时间保持不融合状态。胚囊的合点端有 3 个寿命较长的小型反足细胞,临近开花时,仍呈现相当完整的细胞结构(图版 2: 19)。胚囊在增长过程中不断积累淀粉,成熟胚囊中已被许多大颗粒的淀粉粒所充满(图版 2: 19,21,22)。

讨　　论

1. 秤锤树胚胎发育的主要特征,如花药为 4 个花粉囊组成,花药壁的发育过程为双子叶植物型,腺质绒毡层,小孢子发育为同时型,呈四面体排列,2 细胞型花粉;倒生胚珠,薄珠心,孢原细胞直接行使大孢子母细胞的功能,大孢子四分体为线型,少数为 *T* 型,蓼型胚囊,2 个极核在受精前较长时间不融合,成熟胚囊中富含淀粉等,均符合 Davis (1966) 对野茉莉科胚胎学特征的综述,也与叶秀粦等 (1986)、Manshard (1936) 和 Copeland (1938) 在研究野茉莉属 (*Styrax*) 时的主要结果基本一致。但是秤锤树也有相异之处,主要表现在它们的珠被仅为单层,药室内壁只有微弱的条状加厚,反足细胞寿命较长,这是 Davis 综述野茉莉科胚胎学特征时尚未报道的内容,应予以补充和修正。

2. 野茉莉科为倒生胚珠,这在有关植物分类学、植物胚胎学的多数专著和论文中均已肯定,然而在记载秤锤树属的特征时,有的著作中却称此属为直立胚珠(江苏省植物研究所,1982)。根据我们的观察,秤锤树的胚珠只有在珠被原基发生不久的幼小阶段,才短暂地表现为直立状态,但随着珠被的增长和胚珠的弯转,很快就成为典型的倒生胚珠。虽然我们对本属的另外 3 种植物(狭果秤锤树、棱果秤锤树、长果秤锤树)(中国科学院植物志编委会,1987)尚未进行胚胎学观察,但至少将直立胚珠作为本属的共性是值得商榷的。

3. 植物分类学家对野茉莉科的分类地位有过不同看法, Engler、Тахтаджян, Cronquist 等都将野茉莉科与山榄科 (Sapotaceae)、山矾科 (Symplocaceae)、柿树科 (Ebenaceae) 等共列入柿树目 (Ebenales),但 Hutchinson 却将柿树科、山榄科归属于柿树目,而将野茉莉科和山矾科等另列入野茉莉目 (Styracales) 之中。根据我们对秤锤树胚胎发生的观察,并结合前人对柿树目胚胎学的研究资料,可以看出上述 4 科有着许多共同特征,如倒生胚珠、薄珠心、蓼型胚囊、孢原细胞直接发育为大孢子母细胞等,特别是秤锤树

的胚胎发生过程中，形成线形和少数为 T 形排列的大孢子四分体，极核在受精前未融合，以及不形成珠孔塞等现象，这在柿树科中也同样存在，为论证野茉莉科与柿树科之间有着比较密切的关系提供了依据。另一方面，由于秤锤树的胚珠为单珠被结构，而野茉莉属(*Styrax*)又有双珠被的报道，前者与山榄科、山矾科的特点相同，后者与柿树科的特点相同，使人们相信野茉莉科在山矾科和柿树科、山榄科之间似乎起着一定的联系作用。因此，从胚胎学资料分析，将上述 4 科统归入柿树目的观点能较好地反映被子植物的亲缘关系的。

参　考　文　献

[1] 中国科学院植物志编委会，1987：中国植物志，第六十卷，第二分册，科学出版社，143—147 页。

[2] 叶秀粦、钱南芬、王伏雄，1986：红皮树胚胎发育，云南植物研究，**8**(2)：125—131。

[3] 江苏省植物研究所，1982：江苏植物志，江苏科学技术出版社，617—622 页。

[4] 汪劲武，1985：种子植物分类学，高等教育出版社。

[5] 国家环境保护局、中国科学院植物研究所，1987：中国珍稀濒危保护植物名录，第一册，科学出版社，6 页。

[6] 胡适宜，1982：被子植物胚胎学，人民教育出版社，20—40、67—93 页。

[7] 梁元徽、喻诚鸿，1985：安息香科的花粉形态研究及其在分类上的意义，植物分类学报，**23**(2)：81—90。

[8] Copeland, H. F., 1938: The styrax of Northern California and the Relationships of the Styracaceae. *Amer. J. Bot.*, 25: 771—780.

[9] Davis, G. L., 1966: Systematic Embryology of the Angiosperms. John Wiley and Sons, Inc. New York.

[10] Johri, B. M. (Ed.), 1984: Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York, Tokyo. 53—62, 100—108.

[11] Manshard, E., 1936: Embryologische Untersuchungen an *Styrax obassia*. *Planta*, 25: 364—383.

图　版　说　明

图版 1　1.幼期花药横切面的一部分，角隅处的表皮下，分化出孢原细胞。(×290)　2.孢原细胞平周分裂，形成初生周缘细胞和初生造孢细胞。(×290)　3.次生周缘细胞形成。(×300)　4.外层次生周缘细胞分裂出药室内壁和中层，内层次生周缘细胞直接发育为绒毡层。(×290)　5.药室中央为次生造孢细胞。(×290)　6.小孢子母细胞形成，四周为细胞体积增大的绒毡层，中层开始解体。(×170)　7.小孢子四分体形成。(×170)　8—10.花药成熟，形成单胞花粉、双胞花粉，同侧花粉囊之间的隔壁逐渐解体。(图 8×60；图 9—10×50)　11.花药壁的一部分，药室内壁细胞和部分表皮细胞的壁上有微弱的条状加厚。(×390)　12—15.绒毡层细胞中的多核、多核仁现象。(×620)　16.四面体形的小孢子四分体，外有胼胝质包围，个别四分体为交互对生型 (↑)。(×460)　17.四分体外围的胼胝质已消失，小孢子即将分散。(×620)　18.2个单胞花粉与 1 个处于有丝分裂后期的花粉粒。(×680)　19.2胞花粉。(×680)　20.扫描电镜下的花粉粒(极面观)。(×800)　21.花粉粒外壁的穴状纹饰(扫描电镜照片)。(×6000)

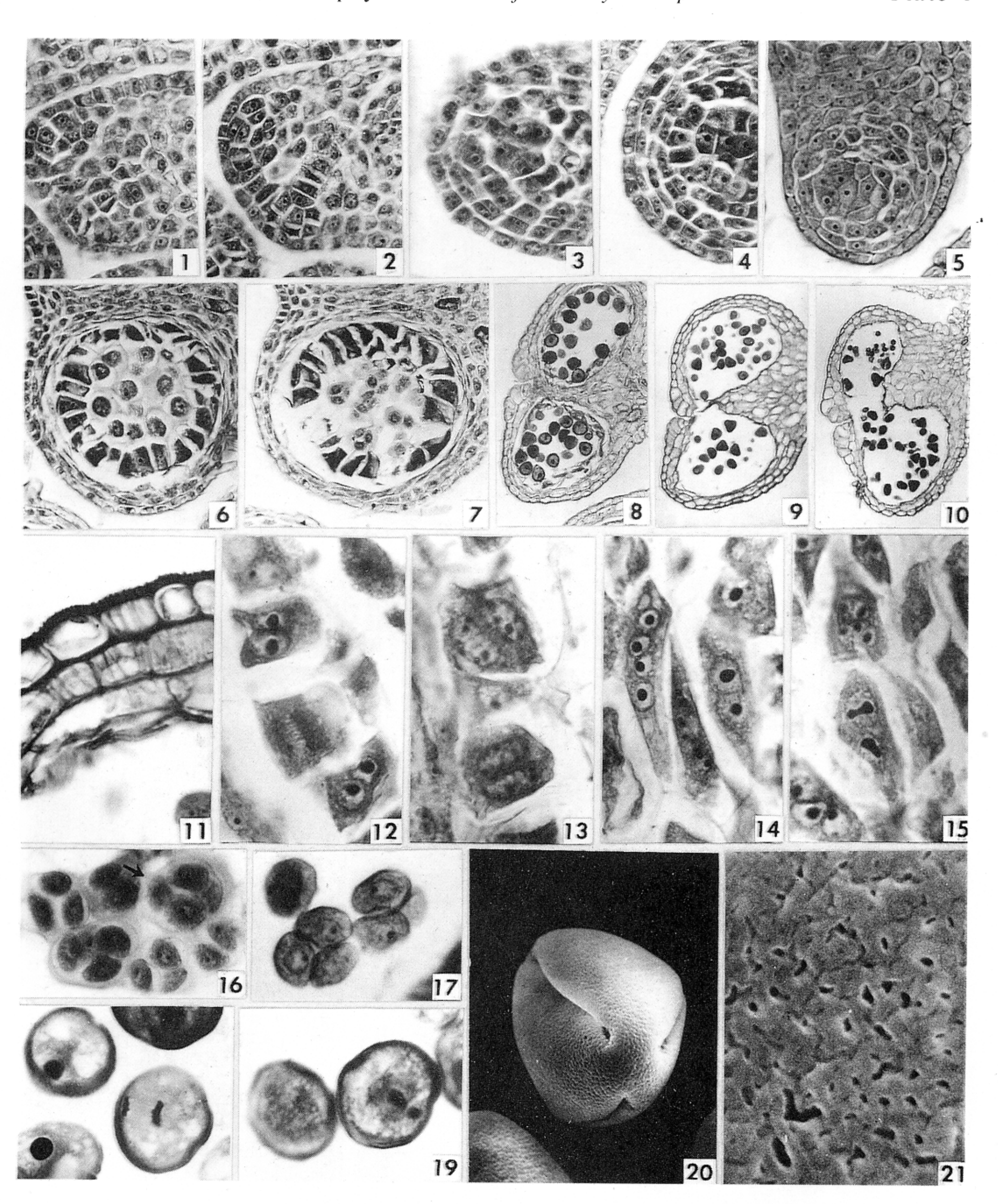
图版 2　1.幼期胚珠纵切面，珠心中分化出孢原细胞，珠被原基出现。(×330)　2.胚珠逐渐倒转，大孢子母细胞直接位于珠心表皮下方。(×420)　3.大孢子母细胞处于减数分裂后期Ⅰ。(×330)　4.二分体时期。(×330)　5.二分体细胞的核处于减数分裂后期Ⅱ。(×460)　6.子房纵切，子室中含多数倒生胚珠。(×260)　7.放大的倒生胚珠，具单珠被。(×65)　8.T形大孢子四分体。(×330)　9.线形大孢子四分体。(×390)　10.四分体中，珠孔端的第一个大孢子开始退化。(×420)　11.珠孔端的第二个大孢子开始退化。(×390)　12.第三个大孢子开始退化。(×330)　13.3个大孢子都退化，仅合点端的一个功能性大孢子继续发育为胚囊。(×420)　14.2核胚囊，2 核横列。(×390)　15.2核胚囊，2核纵列。(×420)　16.2 核胚囊中的 2 核正进一步分裂中。(×170)　17.4核胚囊。(×260)　18.8核胚囊。(×260)　19.成熟胚囊，珠孔端有 2 个狭长助细胞(卵细胞在第 2 张连续切片上)，合点端有 3 个反足细胞，2 个极核横向靠拢，位于卵器附近。(×170)　20.为图 19 的相邻连续切片，胚囊中含卵细胞。(×170)　21.成熟胚囊，中央细胞内含许多大粒淀粉，卵器位于珠孔端，助细胞的合点端为大液泡占满。(×200)　22.成熟胚囊中，2 个极核纵向靠拢。(×200)

Explanation of plates

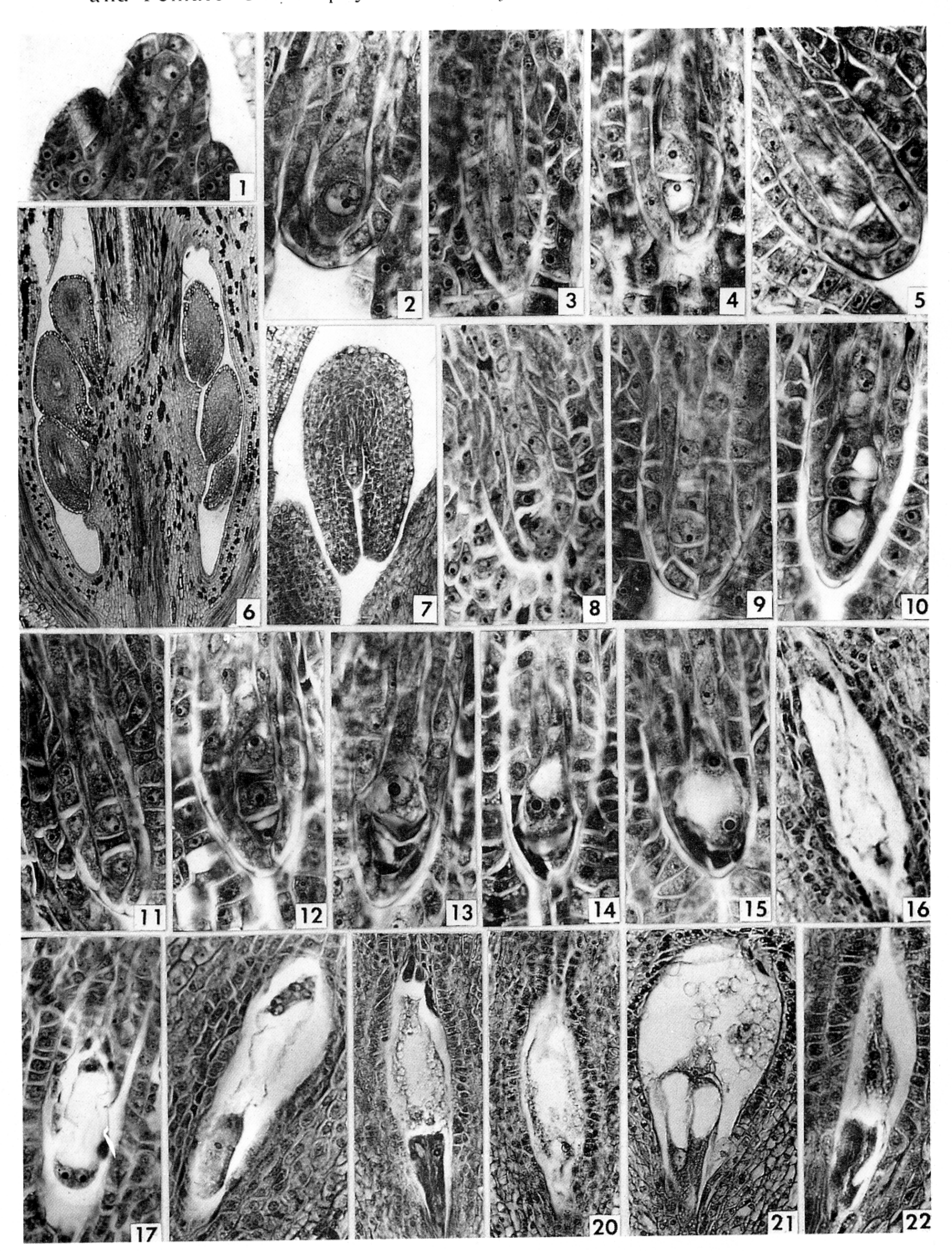
plate 1 1. A portion of transverse section of a young anther, showing hypodermal cells at the four corners which have differentiated into archesporial cells. (×290)　2. Periclinal division of the archesporial cells forming primary parietal cells (outside) and primary sporogenous cells (inside). (×290)　3. Differentiated secondary pariet-

al layers. (×300) 4. The outer secondary parietal layer giving rise to the endothecium and middle layers, and the inner secondary parietal layer developing directly into tapetum. (×290) 5. Anther lobe at the secondary sporogenous stage. (×290) 6. Showing the formation of microspore mother cells, which are surrounded by larger tapetal cells. The middle layers beginning to degenerate. (×170) 7. Showing the formation of microspore tetrads. (×170) 8—10. A portion of the mature anther, showing the formation of uninucleate pollen and two-celled pollen, and breaking down of the partition between two microsporangia belonging to the same anther lobe. ( ) Fig. 8 ×60; Fig. 9—10, ×50 ( ) 11. A portion of anther wall, showing the poorly developed ribs of the endothecium and some epidermal cells. (×390) 12—15. Multinucleate and multinucleolate characters in tapetal cells. (×620) 16. Tetrahedral and occasionally decussate (arrow) microspore tetrads surrounded by callose. (×460) 17. Just before the separation of microspores, the callose surrounding the tetrads has disappeared. (×620) 18. Two pollen grains with a single nucleus, but another at anaphase of mitosis. (×680) 19. Two-celled pollen grains, showing the larger vegetative cell and the smaller generative cell. (×680) 20. SEM photograph of a pollen grain (polar view). (×800) 21. Faveolate sculpture on the exine surface of pollen (SEM photograph). (×6000)

plate 2 1. Longitudinal section of the young ovule, showing formation of sporogenous cell in nucellus and the primodium of integument. (×330) 2. Showing gradual invertion of ovule, and the megaspore mother cell directly below the nucellar epidermis. (×420) 3. Megaspore mother cell at anaphase I of meiosis. (×330) 4. Dyad stage. (×330) 5. Both dyad cells at anaphase II of meiosis. (×460) 6. Longitudinal section of the ovary, showing many anatropous ovules in the cavity. (×260) 7. An anatropous ovule with a single integument. (×65) 8. T-shaped megaspore tetrad. (×330) 9. Linear megaspore tetrad. (×390) 10. The micropylar megaspore of the tetrad beginning to degenerate. (×420) 11. Secondary megaspore from the micropylar end becoming degenerated. (×390) 12. Third megaspore becoming degenerated. (×330) 13. Chalazal functional megaspore continuing to develop into the Polygonum-type embryo sac, while the other three megaspores degenerated. (×420) 14. Two-nucleate embryo sac, showing the two nuclei arranged along the transverse axis of the embryo sac. (×390) 15. Two-nucleate embryo sac, showing the two nuclei arranged along the long axis of the embryo sac. (×420) 16. Binucleate embryo sac with both nuclei in division. (×170) 17. Four-nucleate embryo sac. (×260) 18. Eight-nucleate embryo sac. (×260) 19. Mature embryo sac, showing two elongate synergids at the micropylar end (the egg cell in the next consecutive section), and three antipodals at the chalazal end. Two polar nuclei lying side by side near the egg apparatus. (×170) 20. Subsequent section of the same embryo sac as in Fig. 19, showing the egg cell. (×170) 21. Mature embryo sac, showing many larger starch grains occur in the central cell, egg apparatus at the micropylar end, and synergids occupied by a large vacuole at the chalazal end. (×200) 22. Mature embryo sac, showing two polar nuclei in vertical alignment. (×200)



see explanations at the end of text



see explanations at the end of text